维普资讯 http://www.cqvip.com

⑥ 28-34

动物学研究 2000, Feb. 21 (1): 28~34 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

综述

大熊猫的系统地位与种群生态学的研究与进展

Q959.838

胡锦矗
（四川师范学院珍稀动植物研究所 南充 637002）

摘要：大熊猫分类的争论已持续了130年。自1984~1985年O'Brien进行蛋白质分子与DNA系列的研究后，到90年代，多数西方学者都同意大熊猫隶属于熊科的观点。但在中国，多数学者从生物学的不同学科和水平，尤其在从古生物学方面的研究结果，坚持把大熊猫独立为一科。1989年邱占祥等研究了云南中新世大熊猫的祖先化石以后，1993年黄万波又研究了大熊猫的颅骨、下颌骨及牙齿，进一步论证早在中新世晚期、始熊猫（*Ailurarctos*）与始熊（*Ursavus*）就开始并行发展，前者发展为现生的大熊猫，后者发展为真熊，即今熊科中的各种熊。本文从种群数量、特征、增长与波动、遗传多样性和生存分析等5个方面，对近20年来大熊猫的种群生态的研究与进展进行了的概括，同时提出并讨论了目前还存在的一些问题。

关键词：大熊猫；分类演化；种群生态学；研究与进展 系统分类学 保护
中图分类号：Q959.838.9 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853(2000)01-028-07

自1869年David将大熊猫订为新种以来，受到世界的广泛关注。发表的论文已逾1 700余篇，其中80年代以来约有1 300余篇，并从不同学科领域进行了广泛深入的研究。本文拟从大熊猫的分类和种群生态学的角度，对近20年的研究和进展作一分析。

1 大熊猫的分类

大熊猫分类地位的争论已130年。80年代以前其争论形成三派学说——熊科、浣熊科、大熊猫科（独立一科），以后逐渐形成两派——熊科、大熊猫科（独立一科）。

80年代中期，O'Brien（1984~1985）根据大熊猫、小熊猫、浣熊和几种熊的蛋白质及DNA序列比较，认为浣熊科是从熊科的共同祖先第1次分离出的类群；之后不久，小熊猫又从浣熊科主支中分出，而大熊猫更接近熊而远离浣熊。因此，多数西方学者认为大熊猫起源于熊类已经解决。一些近期世界性的兽类学著作（Nowak，1991；Corbet，1992；Wilson，1993）都将大熊猫归入熊科。IUCN红皮书名录（1994）和CITES国际贸易附录Ⅰ（1993）等均将其归入熊科。

同时，中国的一些学者根据血清免疫学比较，用大熊猫、黑熊、马来熊、小熊猫、狗、猫等的血清做免疫实验，或进一步做免疫扩散和微量免疫电泳实验，分析其免疫距离，认为大熊猫应并入熊科（潘文石，1987；王希成等，1989）。林峰等（1997）采用PCR和Sonthern杂交等方法对大熊猫、小熊猫、马来熊、浣熊等共有的1条1.3 kb的RAPD产物片段进行初步分析，发现马来熊产物则无相应的杂交带，认为这种结果暗示了大熊猫与熊科马来熊的亲缘关系，应更近于小熊猫和浣熊的亲缘关系，主张将大熊猫划为熊科。

中国多数学者认为，解决分类问题仅从一个方面有失偏颇，主张从演化特征、时序、空间、生态行为、功能形态、生理和古生物等生物学的各分支学科进行分析论证。故一些全国性的兽类著作，如《中国动物志·食肉目》（高耀亭，1987），《中国哺乳动物分布》（张荣祖，1997），均将大熊猫独立为一科。

形态解剖比较，大熊猫的吻比较短，化石稍长。它们的臼齿不仅磨面宽大于长，齿根也增长，而且换齿序也与黑熊不同。大熊猫是从咀嚼的着力点P^4和M^1开始，然后向前后两端顺序萌发换齿；

收稿日期：1999-05-24；修改稿收到日期：1999-07-07

维普资讯 http://www.cqvip.com

熊类则是 I^1、P^1 和 M^1 3 个起点由前向后顺序生出。大熊猫整个骨骼都比熊类粗壮厚重，腰和骨盆腔较大。消化道保留了食肉类较短的肠道；而熊类相对较长。大熊猫的呼吸道在喉部有两个开孔，而熊类和小熊猫仅 1 个开孔。大熊猫肾的结构单位是肾叶，每叶由 2～3 个原始的小肾合并而成，而熊类的肾则分为许多小叶组成复肾，较之更为原始。大熊猫的外生殖器既原始又特殊。1984 年 Xie（谢竞强）等在对脑的定量分析中认为，大熊猫脑既有与黑熊相似的结构，也有与浣熊相似的结构，同时还具有许多独特的结构，而且大熊猫的整个脑进化指数，新脑皮进化指数和小脑进化指数都高于黑熊和浣熊。1986 年北京动物园等单位，对大熊猫进行系统解剖和器官组织全面观察，认为大熊猫脑外型与熊相似，不同的是皮质脊髓束较大，咀嚼运动中枢也较熊大，在延脑腹侧，大熊猫的锥体宽占脑宽的 1/2，锥体交叉也宽，这与大熊猫前脚内侧有"假指"可以外展握物的特点相关。大熊猫有些血管分支与熊类有差别。认为诸多不同特点是继祖先而来，应独立大熊猫科为宜。蔡昌平等（1995）对大熊猫、马熊、黑熊和小熊猫的头骨进行测量，用所得的 55 项形态学特征进行比较，通过聚类分析，其结果若 R 取 0.84，分为 3 类，黑熊和马熊为一类，而大、小熊猫各为一类，表明 3 类应分别为熊科、小熊猫科和大熊猫科。

大熊猫初生幼仔尾几与后肢等长，成体相对缩短，而熊类初生幼仔尾就很短；前者初生幼仔特别小，体重仅为母兽的 1/900，而熊类初生幼仔为母兽的 1/200～1/300，反映出二者系统发生渊源不同（胡锦矗等，1985）。从行为生态看，大熊猫的生态位狭窄，食物单一，而熊类生活领域和食物都很广阔，大熊猫不冬眠，粪便形状特殊。它们的交配方式也与熊不同，发情时间在春季，为单发情，并发出特殊的咩叫声和哼声；而熊类发情在夏季，为多发情，发出吼叫声。大熊猫的前后脚都向内撇，前脚可以外展握物，而熊类只是后脚向内撇，且五指并拢不能外展。

1980 年 Wurste-Hill 等通过对大熊猫、杂交熊和其他食肉动物染色体带核型相互关系的研究，认为大熊猫与熊几乎没有同源的染色体臂，与小熊猫、浣熊的相似程度也很低，故应将大熊猫另立一科。1985 年陈文元等在大熊猫显带染色体的研究中，对大熊猫的染色体带核型作了进一步的分析对比，认为大熊猫染色体的结构异染色质含量少，且分布基本局限于着丝粒区，而结构异染色质又被认为是一种在生物进化过程中能促进核型进化的遗传结构，所以这可能正是大熊猫在食肉目动物的进化中独居一科的遗传根据之一。张亚平等（1991，1992，1995，1997）通过大熊猫、小熊猫及熊科等动物的各种线粒体 DNA 的序列比较，建立了较为系统的熊科分子系统树，认为大熊猫和小熊猫都应各自独立为一科，与西方学者在分子生物学研究中的结论不同。

1984 年罗昌蓉等在大熊猫与几种食肉动物血清蛋白及乳酸脱氢酶同工酶的比较研究中，认为血清蛋白及乳酸脱氢酶同工酶各个区带含量，其差异程度既不同于浣熊科，也不同于熊科。同年冯文和等对大熊猫等 5 种食肉动物血清蛋白和 LDH 同工酶电泳比较研究结果，大熊猫与小熊猫的血清蛋白扫描曲线的部分峰型较为接近。1988 年梁宋平等对小熊猫、黑熊、狗和大熊猫乳酸脱氢酶同工酶 M_4 的一级结构比较后，发现大熊猫与黑熊和小熊猫相比具有一定的独特性。如果以 LDH－M 亚基一级结构提供的分子信息作为演化与分类性状的特征，大熊猫应独立为一科。1991 年董全等在大熊猫血液成分的测定中，发现大熊猫同黑熊之间差异显著和极显著的项目有 8 个，在大熊猫同小熊猫之间，差异显著和极显著的项目有 6 个，从测定结果比较大熊猫的血液指标，没有显现接近黑熊和小熊猫倾向。

研究动物的起源，很重要的线索是以化石为基础的古生物学，然而中国的古生物学家，除少数学者从一些大熊猫化石的某些方面提出与熊和浣熊相似，而没有明确提出分类地位外，在这场争论中大都保持着沉默。主要原因是一些近似于大熊猫的化石，如半熊 *Hemicyon*、鬣熊 *Hyaenarctos*、印度熊 *Indarctos* 等未搞清其演化地位，难于正确地确定大熊猫的分类地位。1989 年邱占祥等进一步深入研究云南禄丰中新世古猿产地采集的熊科化石材料时，首先发现了人们寻找了近一个世纪的大熊猫祖先型化石，经过与祖熊 *Ursavs* 比较订为禄丰始熊猫 *Ailurarctos lufengensis*。1991 年宗冠福又在云南元谋发现了元谋始熊猫 *A. yuanmouensis* 右上颌骨及牙齿。始熊猫在形态特征上和系统关系上介于祖熊与大熊猫 *Ailuropoda* 之间。它们是一种小型的熊猫类。据推测它们比小型大熊猫 *Ailuropoda mi-*

维普资讯 http://www.cqvip.com

crota 要稍小，其前臼齿与之相似，已具备了大熊猫的齿型。这种相似特点，无疑属于大熊猫类。但它的臼齿结构又具有始熊的原始特征，而始熊又是熊类的祖先。说明在中新世晚期大熊猫类与熊类已开始平行发展，彼此只有远亲关系。1993年黄万波以化石和现生种的颌骨、下颌骨及牙齿的形态结构，以及牙齿的釉质结构进行比较研究，重点记述其不同种类的形态特征及这些特征在进化上的意义，认为熊猫与始熊猫的裔征不同于熊科成员，应单列一大熊猫科。

从始熊猫发现于中新世横断山脉东南山间盆地褐煤层，组成当时的古猿动物区系，到更新世时演化为小型大熊猫已扩展到秦岭及广西，到更新中期巴氏大熊猫 *A.melanoleuca baconi* 已分布到黄河、长江和珠江流域，南及越南和缅甸北部，组成了大熊猫剑齿象动物群，故大熊猫属南方动物区系，而熊类的起源与演化一般认为是北方动物区系成员。

大熊猫分类之争已逾一个多世纪，Schaller (1993)在他《The Last Panda》一书中，认为熊猫就是熊猫，并表明"我比较赞成两种熊猫并为一个熊猫科"。但他同时又指出：总有一天会克服困难解决所有矛盾，总结熊猫分类问题不分输赢。从而否定了"大熊猫起源于熊类，大熊猫分类问题已经解决"的观点，是国外与国内多数学者合拍的一个重要代表。

2 大熊猫的种群生态学

2.1 种群数量

70年代胡锦矗、吴家炎、张孚允等曾分别在四川、陕西和甘肃同时进行过一次大熊猫的数量调查。以后由于岷山缺苞箭竹（*Fargesia denudata*）、华西箭竹（*F.nitida*）大面积开花枯死，在野外发现的尸体竟达138具。80年代在邛崃山又发生了冷箭竹（*Bashania fangiana*）大面积开花枯死，在野外发现的尸体共有108具，抢救无效死亡36只，共计144只。加上屡禁不止的猎杀、滥套，大熊猫被盗杀数量也不少。为了确切掌握灾后大熊猫的数量，1985～1988年，由中国林业部与世界自然基金会（WWF）共同组织了大熊猫栖息地的综合调查。外业采用WWF提供的"生物种群横向密度估计法"，内业计算采用"内业综合统计法"和"密度参数计算法"，其结果数量变化总的趋势是急剧减少。黄乘明等（1989）用聚类方法调查了邛崃山卧龙的大熊猫数量为109只。潘文石（1988）和吕植等（1989）在对秦岭大熊猫进行数量调查时，建立了一个在巴山木竹林中统计大熊猫密度的样方数学模型。秦岭大熊猫的数量在1985～1993年间保持在211～244只之间波动（潘文石，1988，1994）。杨光等在1991～1992年使用逆向截线法和样带法，以粪便为间接指标调查了凉山，马边大风顶自然保护区大熊猫数量为（36±6）只，1995年郭建在小相岭冕宁治勒自然保护区用同样的方法调查有大熊猫11只。方盛国等采用DNA指纹技术，检测数量调查的粪便，表明秦岭佛坪保护区三官庙地区有大熊猫13只（1987）；岷山唐家河保护区至少有37只（1998）。综上所述，用各种方法在各山系调查的保护区数量，估计在秦岭约200余只，岷山和邛崃山各约300余只；大小相岭不及40只；凉山约100余只，总数约1 000只。

2.2 种群特征

用大熊猫粪便中未消化的竹节估计年龄及种群年龄结构的方法（胡锦矗，1987），表明卧龙五一棚大熊猫种群较稳定，以后经过12年的连续监测，该种群在竹子开花前后均保持稳定状态（胡锦矗，1998a，b）。朱靖等（1988）根据70年代在岷山收集到的71号大熊猫头骨进行年龄分组，认为现在大熊猫的繁殖力并没有衰退，而引起大熊猫致危的主要原因是人为活动的扩大使大熊猫适宜的栖息地迅速消失。夏武平（1985）又专文对此结论进行分析，认为幼年组所占比例较小，是当前种群下降的主要原因。随后许光瓒等（1988）根据收集到的69号大熊猫头骨，以门牙作切片鉴定年龄，以犬牙鉴定性别，然后结合野外观察资料初步编制出大熊猫静态生命表，并绘出生存曲线和死亡曲线。由此得出大熊猫的净生殖率为1.0672，内禀增长率为0.0055688。野生大熊猫有两个死亡高峰，一个是0～2岁，另一个是12～14岁，性比1:1（魏辅文等，1989）。潘文石（1994）通过对秦岭大熊猫的研究表明，种群的内分布型为聚集型，年龄锥体呈金字塔形，雌雄性比1.25:1～1.4:1之间，有利于种群繁殖更多的后代，具缓慢增长的潜力。

2.3 种群增长与波动

夏武平（1989）以卧龙五一棚大熊猫年龄结构资料，通过Leslie矩阵对该种群发展趋势作预测。结果表明，前期有一个下降阶段，而后期一旦种群结构呈金字塔形后，每年将以1.64%或1.66%的

维普资讯 http://www.cqvip.com

速度递增。黄乘明等（1990）也以Leslie矩阵对整个卧龙自然保护区的种群发展趋势作了预测，结果与前者一致。袁重桂等（1990）将"具时滞的种群离散时间增长模型"应用于马边大风顶自然保护区研究区域大熊猫种群动态表现为减幅振荡，其振荡的阻尼稳定点（状态）为0.9147只/km^2，其种群振幅的大小直接与种群的初始密度有关，若初始密度距阻尼点越远到稳定的平稳状态所需的时间越多。1986～1987年，袁重桂通过分析影响大熊猫和竹子两个种群动态的各种因素，以Smith"一种有特定摄食的捕食者模型"为基础，建立了一个反映野外大熊猫、竹子在环境中维持正常摄食与被摄食关系的动态数学模型。杨光等（1994a，b）考虑到群众有打笋的习惯，而将上述模型作进一步修正，增加了一个常数（打笋量），研究了马边自然保护区的大熊猫种群动态。

2.4 种群遗传多样性

潘文石（1988）分析了秦岭大熊猫种群的遗传压力。通过秦岭有效种群92只，计算出该种群每代将以0.5456%近交率丧失遗传多样性。张黎明等（1994）利用同样的方法，推算出四川岷山北部，岷山南部、邛崃山、凉山和相岭等5个山系大熊猫种群每代将分别以0.3185%、5.555%、0.6024%、0.8772%和7.1429%的近交率减少其杂合度的理论估算值。李扬文等（1991）、宿兵等（1994）利用蛋白质电泳技术，分别对不同产地大熊猫血液同工酶及血浆蛋白进行比较研究，认为其遗传呈单态性，无地区间差异，物种多样性贫乏。张亚平等（1997～1998）做了大熊猫不同群体的线粒体DNA环区的序列分析，认为分布于不同山系之间的大熊猫种群没有显示出清晰的遗传分化。方盛国等（1998）将DNA指纹技术应用于大熊猫群体遗传基因多样性的研究。通过检测，结果表明秦岭、岷山、邛崃山、凉山和相岭5大山系群体内的遗传多样性严重贫乏，等位基因频率分别高达0.3534、0.3393、0.3091、0.4389和0.4839；而杂合率则分别为64.66%、66.07%、66.09%、56.91%和51.61%。各山系群体遗传多样性由高至低的排序为：邛崃山→岷山→秦岭→凉山→小相岭→大相岭。山系之间存在着明显的遗传分化，尤以基因组的多态性方面遗传分化更为显著。在亲缘关系上，已形成秦岭山系，岷山－邛崃山系和凉山－相岭山系等3个遗传类群，且后者有较近的亲缘关系，与秦岭山系类群的亲缘关系相对疏远。

2.5 种群生存分析

在大熊猫分布的各大山系，据局部地区所在保护区调查的数据，和过去研究所积累的资料，确定了大熊猫种群的基本参数，应用种群生存力分析的一些原理和方法，通过随机Leslie矩阵模型对大熊猫种群灭绝风险进行分析（刘来福，1991），或借助漩涡模型，对秦岭佛坪（李欣海等，1997）、邛崃山卧龙五一棚（魏辅文等，1994）、岷山黄龙寺①和唐家河②，以及相岭冶勒③等自然保护区的大熊猫在未来100年的种群动态进行了预测。结果显示，陕西秦岭佛坪大熊猫种群数量在100年内基本稳定，处于缓慢衰退阶段，其长期生存取决于它们的杂合性和近交衰退程度。在四川通过岷山、邛崃山和小相岭，对几个保护区所作的种群生存力分析，也显示出有潜在的正增长率（1.006～1.198），即使在没有近亲繁殖和灾变的情况下，其绝灭率仍在4.9%～84%，而杂合率在56.9%～82.25%，均未达到保护生物学家拟定的长期生存的种群绝灭率应小于2%、基因杂合率应大于90%的标准。

可见对相岭山系数量很小的种群，若不尽快使被割裂的栖息地恢复成一完整的分布区，加上该区域供食的竹种单一，一旦竹子开花，这个山系的大熊猫将会在短期内有绝灭之虞。岷山和邛崃山由于总体环境较为稳定，种群数量相对较多，在短期内虽然绝灭的可能性小，但现状也不能完全支持其种群长期存活。关键在于，必须杜绝猎杀和捕捉；同时还应进一步扩大其栖息地，建立"绿色走廊"，以降低被分割的亚种群杂合率的丧失；减少人为干扰，提高环境和种群的整体稳定性。

综上所述，大熊猫种群生态研究虽取得了诸多方面的成果，但仍存在一些问题。大熊猫的数量调查，方法虽多，但从根本上看仍属传统的生态学调查方法，如能改进，结合DNA指纹技术，将会提高其可信度；大熊猫的种群参数，各山系存在差异，尚需通过长期细致的野外调查进行修正；大熊猫遗传多样性究竟是否存在地区差异，亦存在分歧，

①胡 杰，1997. 黄龙寺保护区大熊猫种群生存力分析. 硕士论文.
②张泽钧，1999. 唐家河大熊猫种群生存力分析. 硕士论文.
③郭 建，1996. 相岭冶勒自然保护区大熊猫种群生存力分析. 硕士论文.

维普资讯 http://www.cqvip.com

尚待进一步研究；大熊猫种群生存力分析，其参数尚待进一步收集，而且多局限于较小的范围或保护区，应进一步对各大山系种群进行 PVA 研究，以便给保护管理提供参考和改进对策。

参 考 文 献

王希成，陈显川，蒋五玲，1989. 应用兔抗大熊猫免疫球蛋白血清探讨大熊猫的分类地位[J]. 兽类学报，9(2)：94～97. [Wang X C, Chen X C, Jiang W L, 1989. Use of rabbitantisera to IgG of giant panda in defining taxonomic position of giant panda. *Acta Theriologica Sinica*, 9(2)：94－97.]

王香亭，1991. 甘肃脊椎动物志[M]. 兰州：甘肃科学技术出版社. 1128～1132. (Wang X T, 1991. Vertebrate fauna of Gansu. Lanzhou: Publishing House of Science & Technology. 1128－1132.)

方盛国，陈冠群，冯文和等，1996. 大熊猫 DNA 指纹在野生种群数量调查中的应用[J]. 兽类学报，16(4)：246～249. [Fang S G, Chen G Q, Feng W H *et al*, 1996. DNA fingerprinting applied to the investigation of wild population of giant panda. *Acta Theriologica Sinica*, 16(4)：246－249.]

方盛国，冯文和，张安居等，1997. 佛坪三公庙地区大熊猫种群数量的 DNA 指纹分析[J]. 四川大学学报(自然科学报)，34：104～107 [Fang S G, Feng W H, Zhang A J *et al*, 1997. DNA fingerprinting analysis of the population number of giant pandas living in Sangongmiao in Foping. *Journal of Sichuan University (Natural Science Edition)*, 34：104－107.]

方盛国，冯文和、张安居等，1998. 大熊猫遗传多样性研究[A]. 见：'97 成都国际大熊猫保护学术研讨会论文集[C]. 成都：四川科学技术出版社. 14～154. (Fang S G, Feng W H, Zhang A J *et al*, 1998 The research on genetic diversity of the giant panda In: Proceedings of the international symposium on the protection of the giant panda, Chengdu, China 1997. Chengdu: Sichuan Publishing House of Science & Technology. 14－154.)

马国瑶，1988. 二十年内大熊猫在甘肃省的地理分布变迁[J]. 兽类学报，8(3)：234. [Ma G Y, 1988. Changes in giant panda's distribution in Gansu. *Acta Theriologica Sinica*, 8(3)：234.]

四川师范学院，成都大熊猫繁育研究基地，1990. 大熊猫及金丝猴、扭角羚、梅花鹿、白唇鹿、小熊猫、麝文献情报[M] 成都：四川科学技术出版社. 1～28. (Sichuan Teachers College, Chengdu the Great Panda's Breeding and Researching Base, 1990. Document and information about *Ailuropoda melanoleuca*, *Rhinopithecus roxellanae*, *Budorcas taxicolor*, *Cervus nippon szechuanius*, *Cervuse albirostris*, *Ailurus fulgens* and *Moschus*. Chengdu: Sichuan Publishing House of Science and Technology. 1－28.)

北京动物园，1986. 大熊猫解剖[M]. 北京：科学出版社. 9～26. (Beijing Zoo, 1986. Morphology of the giant panda. Beijing: Science Press. 9－26.)

朱 靖，龙 志，1983. 大熊猫的兴衰[J]. 动物学报，29(1)：93～104. [Zhu J, Long Z, 1983. The vicissitudes of the giant panda. *Acta Zoologica Sinica*, 29(1)：93－104.]

刘来福，1991. 野生种群随机 Leslie 矩阵模型灭绝风险分析[A]. 见：中国工业与应用数学会第二次学术会议论文集[C]. 上海：上海出版社. 412～415. (Liu L F, 1991. Extinct risk analysis of wild animals' random Leslie matrix. In: Proceedings of Chinese industry and applied mathematics symposium on the second academic conference. Shanghai: Shanghai Press. 412－415.)

李扬文，张燕生，1991. 不同产地大熊猫红细胞同工酶的比较研究[J]. 动物学报，37(3)：281～286. [Li Y W, Zhang Y S, 1991. Comparative study of isozymes on erythrocytes in *Ailuropoda melanoleuca* from different habitats. *Acta Zoologica Sinica*, 37(3)：281－286.]

李义明，李典谟，1994. 种群生存力分析研究进展趋势[J]. 生物多样性，2(1)：1～10. [Li Y M, Li D M, 1994. Advance in population viability analysis. *Chinese Biodiversity*, 2(1)：1－10.]

李欣海，李典谟，雍严格等，1997. 佛坪大熊猫种群生存力分析的初步报告[J]. 动物学报，43(3)：285～293. [Li X H, Li D M, Yong Y G *et al*, 1997. A preliminary analysis on population viability analysis for giant panda in Foping. *Acta Zoologica Sinica*, 43(3)：285－293.]

林 峰，杨玉华，张义正等，1997. 应用 RAPD 技术对大熊猫分类地位的探讨[J]. 兽类学报，17(3)：161～164. [Lin F, Yang Y H, Zhang Y Z *et al*, 1997. A preliminary study on the taxonomy position of giant panda using RAPD. *Acta Theriologica Sinica*, 17(3)：161－164.]

吕 植，潘文石、陈维博等，1989. 介绍一种调查野生大熊猫数量的方法——巴山木竹林中大熊猫密度的数学模型[A]. 见：中国动物学会. 中国动物学会第12届会员代表大会暨成立55周年学术年会论文摘要[C]. 477～478. (Lu Z, Pan W S, Chen W B, 1989 Introduction of the method of investigation of wild population of giant poada—Mathematical model of density of the giant panda in *Bashania fangina*. In: Chinese Zoological Society Abstracts of proceedings from the twelfth members' representatives conference and the annual conference in memory of the establishing of Chinese Zoological Society 55 years ago. 477－478.)

张亚平，施立明，1991. 大熊猫线粒体 DNA 的几种限制酶图谱[J]. 动物学研究，12(2)：209～214. [Zhang Y P, Shi L M, 1991 Restriction enzyme map of mtDNA from giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*). *Zoological Research*, 12(2)：209－214]

张亚平，施立明，1992. 动物线粒体 DNA 多态性的研究概况[J]. 动物学研究，13(4)：289～298. [Zhang Y P, Shi L M, 1992. Mitochondrial DNA polymorphisms in animals: a review. *Zoological Research*, 13(3)：289－298.]

张亚平，王 文，宿 兵，1995. 大熊猫卫星 DNA 的筛选及其应用[J]. 动物学研究，16(4)：301～306 [Zhan Y P, Wang W, Su B, 1995. Microsatellite DNAs and kinship identification of giant panda. *Zoological Research*, 16(4)：301－306.]

张亚平，1997. 大熊猫 DNA 序列变异及遗传多样性研究[J]. 中国科学(C辑)，(2)：139～144. [Zhang Y P, 1997. Research of the great panda DNA sequence variation and genetic diversity *Chinese Science* (C), (2)：139－144.]

张亚平，Oliver A. Ryder, 1997. 熊超科的分子系统发生研究[J]. 遗传学报，24(1)：15～22. [Zhang Y P, Oliver A. Ryder, 1997. Molecular phylogeny of the superfamily Arctoidea. *Acta Genetica Sinica*, 24(1)：15－22.]

张黎明，1994. 四川·甘肃野生动物大熊猫种群有效群的初步分析[J]. 动物学报，40(1)：105～107. [Zhang L M, 1994. Preliminary analysis on the effective population of wild panda (*Ailuropoda melanoleuca*) populations in Sichuan and Gansu Province. *Acta Zoologica Sinica*, 40(1)：105－107]

张荣祖，1997. 中国哺乳动物分布[M]. 北京：中国林业出版社. 74～75. (Zhang Y Z, 1997. Distribution of mammalian species in China Beijing: China Forestry Publishing House 74－75.)

杨 光，胡锦矗，魏辅文，1994a. 马边大风顶自然保护区大熊猫种群数量及动态分析[J]. 四川师范学院学报，15(2)：114～118. [Yang G, Hu J C, Wei F W, 1994. The number and activity of the giant panda population in Dafengding Natural Reserve, Mabian.

维普资讯 http://www.cqvip.com

Journal of Sichuan Teachers College (Natural Science), 15(2): 114-118.]

杨　光,胡锦矗,魏辅文等,1994b.凉山山系大熊猫与两种竹种群间动态关系的数学模型研究[J].生物数学学报,8(4):177~185.[Yang G,Hu J C,Wei F W *et al*,1994.The study of the dynamic relationship between the giant panda and its two major food bamboo populations in Liangshan Mountains. *Journal of Biomath*, 8(4): 177-185.]

邱占祥,祁国琴,1989.云南禄丰晚中新世的大熊猫祖先化石[J].古脊椎动物学报,27(3):153~169.[Qiu Z X,Qi G Q,1989.Ailuropoda found from the late Miocene deposits in Lufeng, Yunnan. *Vertebrata Palasiatica*, 27(3):153-169.]

祁国琴,1984. *Ursavus* 在中国首次发现——兼论禄丰古猿化石地层的其他熊类标本[J].人类学报,3(1):54~61.[Qi G Q,1984. The first discovery of *Ursavus* in China and note on other Ursidae specimens from the *Ramapithecus* fossil site of Lufeng. *Human Beings Journal*, 3(1):54-61.]

欧阳涟,黄万波,1991.扫描电镜分析牙齿釉质结构方法的讨论[J].古脊椎动物学报,29(2):143~151.[Ou Y L,Huang W B,1991. Discussions about the method of analysis of enamel microstructure with SEM. *Vertebrata Palasiatica*, 29(2):143-151.]

宗冠福,1991.元谋盆地古猿动物群及其时代[A].见:13届国际第四纪大会论文选[C].中国科学技术出版社.141~151.(Zong G F, 1991 Ancient apes and their times in Yuanmou Basin. In: Proceedings of the thirteenth international quaternary conference. Beijing: Scientific and Technological Publishing House. 141-151.)

罗昌容,冯文和,何光昕,1984.大熊猫与几种食肉类动物血清蛋白及乳酸脱氢酶同工酶的比较研究[J].四川大学学报(自),(4):85~90.[Luo C R,Feng W H,Ho G X,1984. A comparative study on the serum protein and lactic dehydrogenase isoenzymes of giant panda and some related mammals. *Journal of Sichuan University (Natural Science Edition)*, (4):85-90.]

胡锦矗,Schaller G B,朱　靖等,1985.卧龙的大熊猫[M].成都:四川科学技术出版社.1~225.(Hu J C,Schaller G B,Zhu J *et al*, 1985. The giant pandas of Wolong. Chengdu: Sichuan Publishinng House of Science and Technology. 1-225.)

胡锦矗,1987.从野外大熊猫的粪便估价年龄及种群年龄结构的研究[J].兽类学报,7(2):81~84.[Hu J C,1987. A study on the age and population composition of the giant panda by judging droppings in the wild. *Acta Theriologica Sinica*, 7(2):81-84.]

胡锦矗,吴　毅,1998a.脊椎动物资源与保护——大熊猫生态学研究[M].成都:四川科学技术出版社.3~56.(Hu J C,Wu Y,1998. Resource and conservation of vertebrate—Researches on the population ecology of the giant panda. Chengdu: Sichuan Publishing House of Science & Technology 3-56.)

胡锦矗,胡铁卿,1998b.中国熊类的保护与利用——熊的起源与演化[M].海南:海南国际新闻出版社.72~80.(Hu J C,Hu T Q, 1998. Protection and utilization of Chinese bear—Origination and evolution of bear. Hainan: Hainan International News Press. 72-80.)

高耀亭,1987.中国动物志(兽纲第八卷·食肉目)[M].北京:科学出版社.114~122.(Gao Y T,1987. Fauna Sinica: Mammalia, Vol. 8: Carnivora. Beijing: Science Press. 114-122.)

宿　兵,施立明,何光昕等,1994.遗传多样性的蛋白质电泳研究[A].见:成都国际大熊猫保护学术讨论文集[C].成都:四川科技出版社.292~296.(Su B,Shi L M,He G X *et al*,1994. Genetic diversity in the Giant panda: Evidence from protein electrophoresis. In: Minutes of the international symposium on the protection of the giant panda, Chengdu, China 1993. Chengdu: Sichuan Publishing House of Science & Technology. 292-296.)

梁宋平,张龙翔,1988.小熊猫、黑熊、狗及大熊猫乳酸脱氢酶同工酶 M_4 一级结构比较研究[J].中国科学(B辑),(3):275~286.[Liang S P,Zhang L X,1988. A comparative study on the primary structure of lactic dehydrogenase isoenzymes M_4 of *Ailurus fulgens*, *Selenarctos thibetanus*, *Canis familiars* and *Ailurpoda melanoleuca*. *Science in China* (B), (3):275-286.]

夏武平,1985.从种群年龄结构看大熊猫的濒危[J].野生动物,(6):1~2.[Xia W P,1985. Study the endangered giant panda from the age distribution of population. *Chinese Wildlife*, (6):1-2.]

夏武平,胡锦矗,1989.由大熊猫的年龄结构看其种群发展趋势[J].兽类学报,9(2):89~93.[Xia W P,Hu J C,1989. On the trend of population dynamics in giant panda based on age structure. *Acta Theriologica Sinica*, 9(2):87-93.]

许光费,魏辅文,1988.利用大熊猫牙齿进行年龄鉴定的制片技术[J].南充师范学院学报(自),9(2):114~117.[Xu G Z,Wei F W,1988. The methodology of incisor sections to determine the ages of giant panda through using their teeth. *Journal of Nanchong Teachers College (Natural Science Edition)*, 9(2):114-117]

黄乘明,胡锦矗,1989.野外大熊猫调查方法的研究[J].四川师范学院学报(自然科学版),10(1):93~99.[Huang C M,Hu J C, 1989. A survey method of wild giant pandas. *Journal of Sichuan Teachers College (Natural Science)*, 10(1):93-99]

黄乘明,胡锦矗,1990.卧龙大熊猫的种群动态及稳定性的初步研究[A].见:大熊猫生物学研究与进展[M].成都:四川科技出版社.223~234.(Huang S M,Hu J C,1990 The research on population dynamics and population stability of the giant panda in Wolong. In: Bilogical study and proceeding on giant panda. Chengdu: Sichuan Publishing House of Science & Technology. 223-234.]

黄万波,1993.大熊猫颅骨、下颌骨及牙齿特征在进化上的意义[J].古脊椎动物学报,31(3):191~207 [Huang W B,1993. The role of great panda's skull, chin and teeth characteristic to evolution. *Vertebrata Palasiatica*, 31(3):191-207.]

袁重桂,胡锦矗,张洪德,1990.野外大熊猫——竹子种群动态数学模型及在五一棚的应用[A].见:大熊猫生物学研究与进展[M].成都:四川科技出版社.187~205.(Yuan C G,Hu J C,Zhang H D,1990. The mathematical models of dynamics of the giant panda and bamboo population and their application to the two polulations in Wuyipeng. In: Biological study and proceeding on giant panda Chendu: Sichuan Publishing House of Science & Technology. 187-205.)

潘文石,1987.大熊猫分类地位的探讨[J].野生动物,(1):10~13.[Pan W S,1987. On the taxonomic status of giant panda. *Chinese Wildlife*, (1):10-13]

潘文石,1988.秦岭大熊猫的自然庇护所[M].北京:北京大学出版社.1~20.(Pan W S,1998. The giant panda's natural refuge in the Qinling mountains. Beijing: Beijing University Publishing House. 1-20.)

潘文石,1994.秦岭大熊猫的种群动态对数量、年龄结构及内分布型研究[A].见:成都国际大熊猫保护学术研讨会论文集[C].132~138.(Pan W S,1994. Population dynamics of Qingling's giant pandas: Research on number, age and sex structure and internal distribution pattern. In: Minutes of the international symposium on the protection of the giant panda, Chengdu, China. 1993 132-138.)

蔡昌平,胡锦矗,1995.大熊猫、黑熊、马熊和小熊猫头骨的聚类分析[A].见:张洁主编.中国兽类生物学研究[M].北京:中国林业出版社.259~264.(Cai C P,Hu J C,1995. The cluster analysis of the giant panda's, black bear's, brown bear's and red panda's skull. In: Zhang Jie ed. Studies on mammal biology in China. Beijing: China Forestry Publishing House. 259-264.)

魏辅文,胡锦矗,许光费,1989.野生大熊猫生命表初编[J].兽类学报,9(2):81~86.[Wei F W,Hu J C,Xu G Z,1989. A study on the life table of wild giant pandas. *Acta Theriologica Sinica*, 9(2): 81-86.]

魏辅文,胡锦矗,1994.大熊猫种群生存力初步分析[A].见:成都国际大熊猫保护学术研讨会论文集[C].成都:四川科学技术出版社.116~122.(Wei F W,Hu J C,1994. Population variability analysis of Wuyipeng giant panda population. In: Minutes of the in-

维普资讯 http://www.cqvip.com

ternational symposium on the protection of the giant panda, Chengdu, China 1993. Chengdu: Sichuan Publishing House of Science & Technology. 116 – 122.

Corbet G B, Hill J E, 1991. A world list of mammalian species[M]. Third ed British Museum (Natural Historg), London. 254.

Corbet G B, Hill J E, 1992. Mammals of the Indomalayan region[M]. A systematic review. Oxford: Oxford University Press 488.

David A, 1869. Voyage en Chine[J]. *Nouv. Arch. Mus. d'Hist. Nat. Paris*, 5: 3 – 13.

Nowak R M, 1991. Walker's mammals of the world[M]. Johns Hopkins, Baltimore: University Press. 1: 1 – 642; 2: 643 – 1629.

O'Brien S T, 1984. Giant panda paternity[J]. *Science*, **222**(4641): 1127

O'Brien S T, 1985a. A molecular solution to the riddle of the giant panda's phylogeny[J]. *Nature*, **317**(6033): 140 – 144.

O'Brien S J, 1985b. Constructing a molecular phylogeny of the giant panda[A]. In: Miami. Proc. of the internation symposium on the giant panda[C] 175 – 182.

Schaller G B, 1993. The last panda[M]. Chicago and London: The University of Chicago Press 281.

Wilson D E, Reeder M, 1993. Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference[M]. 2nd ed. Smithsonian Institution Press Washington and London in association with the American Society of mammologists. 1001

WCMC, 1994. IUCN red list threatened animals[J]. IUCN—The world Conservation Union. 1994: 3 – 33, 191 – 227.

Wurster-Hill D, Bush M, 1980. The interrelationship of chromesome banding patterns in the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*), hybrid bear (*Ursus middendorfi* × *Thalarctos maritimus*), and other carnivores[J]. *Cytogenet. Cell. Gent.*, **27**: 147 ~ 154.

Xie J Q, 1984. A quantitative comparative study on the brains of *Ailuropoda melanoleuca*, *Ursus americanus* and *Procyon lotor* [J]. *Journal of Beijing Second Medical College*, (2): 96 – 101.

Zhang Y P, Ryder O A, 1993. Mitochondrial DNA sequence evolution in the Arctoidea[J]. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, **90**: 9557 – 9561.

Zhang Y P, Ryder O A. 1994 Phylogenetic relationships of bear (the Ursidae) inferred from mitochondrial DNA sequences[J]. *Mol. Phylogenet. Evol*, **3**: 351 – 359.

REVIEW ON THE CLASSFICATION AND POPULATION ECOLOGY OF THE GIANT PANDA

HU Jin-chu

(*Institute of Rare Animals and Plants, Sichuan Teachers College, Nanchong* 637002)

Abstract: Whether panda belongs to Ursidae, Procyonidae or an independent family had been debated until the 1980s, when O'Brien and others posed a series of researches on the protein and DNA of the giant panda. Until the 1990s, most of the western scholars agreed that panda belonged to Ursidae while most of the Chinese scholars insisted that it should be an independent family, considering every factor of biology and researches on the molecular level as well as on palaeontology. QIU Zhan-xiang *et al*. studied the fossils of panda's ancestors found in Yunnan Province in 1989. HUANG Wan-bo studied panda's skulls, mandibles and teeth in 1993. All these studies have further proved that it was in the later Miocene period that the *Ailurarctos* and *Ursavus* began to develop parallelly: the former had developed to panda while the latter had developed to bear (all the species in Ursidae).

The studies on population ecology of panda during the latest years are summarized overall in five aspects. The first is population. With different methods, we believe that there is 200 or so in Qingling mountains, 300 or so in Mingshan and Qionglai mountains, less than 40 in Daxiangling and Xiaoxiangling mountains, more than 100 in Liangshan mountains, the total is 1 000 or so. The second is population characteristic. The third is population growth and fluctuation. The fourth is genetic diversity. The genetic diversity from high to low in different mountains is: Qionglaishan→ Mingshan→ Qingling→ Liangshan→ Xiaoxiangling→ Daxiangling. There is distinct genetic differentiation in different mountains, especially in polymorphic aspect of genetic group. There are three different genetic groups: the populations in Qingling mountains, Mingshan-Qionglai mountains and Liangshan mountains are in kinship. There are close kinship between the populations in Mingshan-Qionglai mountains and Liangshan mountains, but their kinship with Qingling mountains is quite far. The fifth is viability analysis. At the same time, some problems existed among them are brought up and discussed.

Key words: Panda; Classification and evolution; Population ecology; Studies and progress